BIOLOGIE VAN MELITTOBIA ACASTA WALKER (HYMENOPTERA, CHALCIDIDAE)

DOOR

J. P. VAN LITH

Rotterdam

Een deel van de larven in een kleine kolonie van *Odynerus debilitatus* (Sauss.) bij Ulvenhout (N.Br.) was in Augustus 1953 aangetast door *Melittobia acasta* Walk. Deze Chalcidide is bekend als ectoparasiet, niet alleen van tal van genera van bijen en wespen, doch ook van verschillende — parasitaire — vliegensoorten. Misschien laten de wijfjes zich tijdens de bevoorrading van de cellen insluiten; zij kunnen zich soms echter ook via een eventuele lemen afsluitprop en de cocon-wand van de ingesponnen larve een weg banen.

Uit nieuwsgierigheid hoeveel eieren *Mel. acasta* zou kunnen leggen, heb ik hiermede een aantal kweekproeven uitgevoerd, die tot enkele interessante waarnemingen leidden. Later bleek mij, dat er uitvoerige studies over deze wesp zijn verschenen — de belangrijkste die mij onder ogen kwamen zijn wel die van Balfour Browne (1922) en van F. Picard (1923), terwijl van Rudolf G. Schmieder (1933) een belangwekkende publicatie verscheen over *Melittobia chalybii* Ashmead, een verwante Amerikaanse soort — maar het leek mij toch wel nuttig om ook mijn uitkomsten te publiceren.

In de eerste plaats leveren zij een bijdrage tot het betrekkelijk weinige bekende cijfermateriaal aangaande de legcapaciteit, in de tweede plaats vond ik in bovengenoemde werken geen nauwkeurige gegevens over de verhouding tussen de aantallen ♂ en ♀, en tenslotte kweekte ik enkele afwijkende exemplaren, die sterke overeenkomst vertonen met een z.g. tweede vorm van *chalybii,* die volgens Schmieder bij laatstgenoemde soort onder bepaalde omstandigheden regel zou zijn.

Mel. acasta Walk. 1839 is — in het vrouwelijk geslacht — een klein zwart wespje, waarvan de uiteinden van de poten bruingeel zijn gekleurd, soms ook de basis van de sprieten. Gewoonlijk hebben de wijfjes een lengte van bijna 2 mm, doch er zijn ook exemplaren, die slechts half zo groot worden. Deze kleinere afmeting is waarschijnlijk wel aan gebrek aan voedsel toe te schrijven, omdat ik het bij het kweken vooral waarnam in een legsel, waar door gebrek aan voedsel de larven zich sterk door de kweekbuis hadden verspreid en tenslotte, ook al hadden zij de normale grootte nog niet bereikt, waren verpopt. Opmerkelijk is de platte bouw van de kop en de thorax van de wijfjes, die haar in staat stelt, om door zeer nauwe spleten te kruipen. Het soepele abdomen kan ook gemakkelijk aan een zeer nauwe ruimte, bijvoorbeeld die tussen een niet geheel sluitende kurk en de glaswand van het kweekbuisje aanpassen en daar doorheen worden getrokken. In de kamer vliegen de wijfjes nooit; zij bewegen zich meest lopend, soms met kleine sprongetjes, voort. De mannetjes hebben slechts rudimentaire



Figs. 1—3. *Melittobia acasta* Walker. 1. Kop en prothorax ♀, van opzij. 2. Kop met rechter spriet, ♂, van voren (schematisch). 3. Sprietschaft, ♂, van onderen. (Fig. 1. Head and prothorax, ♀, lateral aspect. 2. Head ♂, with right antenna, frontal aspect. 3. Scape of antenna, ♂, ventral aspect)

ogen en vleugels, en zijn plomper gebouwd. Zij zijn veel lichter van kleur, geelbruin tot bruin, de kop met de sprieten en ook de poten dikwijls meer roodbruin. Vaak zijn zij iets groter dan de wijfjes — in tegenstelling tot hetgeen HARDOUIN (1943) hierover zegt — een enkele maal ook slechts ongeveer half zo groot, hetgeen ik bij een legsel, waar de larven het voedsel vroegtijdig hadden verlaten, heb kunnen constateren. Over het algemeen bewegen de mannetjes zich traag voort, doch wanneer zij worden verontrust, lopen zij vrij snel in kleine cirkels rond, de korte vleugelstompjes bijna rechtopstaand.

De sprieten van het mannetje zijn merkwaardig gebouwd (zie afbeelding). Zij spelen een belangrijke rol bij de copulatie. De laatste sprietleden van het wijfje worden namelijk in de uitholling van het eerste lid van het mannetje gegrepen en door de eroverheen gebogen sprietvlag enigszins vastgeklemd. De vlag van de sprieten wordt dan herhaaldelijk heftig bewegend naar voren gezwaaid, waarbij de onderzijde van de kop van het wijfje telkens wordt aangeraakt. Deze inleiding tot de paring duurt dikwijls vrij lang. De paring zelf vindt tenslotte in enkele seconden plaats. BALFOUR BROWNE (1922) had deze uitholling van de sprieten en de functie daarvan ook reeds opgemerkt. Door de mannetjes, die in aantal sterk in de minderheid zijn, wordt het ene wijfje na het andere bevrucht. In gevallen, waar het mannetje lang voor de wijfjes uitkwam, greep het telkens een nog witte vrouwelijke pop beet, draaide deze om en om en betrommelde de kop met de sprieten. Na veel copulaties is het aanvankelijk opgeblazen abdomen van het mannetje sterk ingekrompen en dan veel donkerder.

De mannetjes zijn ten opzichte van hun eigen sexe-genoten zeer onverdraagzaam en trachten elkander spoedig na het uitkomen met de krachtige kaken de kop of het abdomen af te bijten. Soms schijnen zij zich wel eens te vergissen en op deze wijze ook een wijfje te doden. Eenmaal zelfs heeft een mannetje, dat enkele dagen oud was, een wijfje aangevallen en het door de eieren sterk gezwollen abdomen aan de voorzijde opengeknaagd. Of dit om de eieren te doen was, heb ik niet kunnen vaststellen. In elk geval heb ik nooit waargenomen, dat de mannetjes de gelegde eieren verorberden.

Getalsverhouding van de sexen

PICARD en BALFOUR BROWNE zeggen beide dat het aantal mannetjes ongeveer 5% van het totale legsel bedraagt. Zoals uit de tabellen 1—5 blijkt, lag het percentage mannetjes bij vier door mij opgekweekte legsels veel hoger, namelijk van 8,5 tot 10%. In een vijfde geval bedroeg het aantal mannetjes 5,6%, doch dit betrof een ouderpaar van uitzonderlijke grootte, dat meer vrouwelijke nakomelingen voortbracht dan de eerstgenoemde vier (volgens de mededelingen van SCHMIEDER bedraagt het aantal mannetjes bij de Amerikaanse *Melittobia chalybii* slechts 3%). Nauwkeurige gegevens aangaande de getalsverhouding van beide sexen zijn natuurlijk alleen door kweken te verkrijgen. BALFOUR BROWNE heeft van enkele wijfjes wel veel eieren verkregen, doch deze niet alle opgekweekt en kon derhalve alleen totaalcijfers noemen.

TABEL 1

voedsel (food)	periode (period)	dagen (days)	♀	♂	% ♂	gelegde eieren (eggs deposited) totaal (total)	dagelijks gemidd. (daily average)
Od. debilitatus	28/8 — 9/9	12	74	4	5,1	78	6½
idem	9/9 —22/9	13	75	4	5	79	6
idem	22/9 — 4/10	12	68	3	4,2	71	6
idem	4/10—18/10	14	49	7	12,5	56	4
2e copulatie	18/10						
Od. debilitatus + kleine *Trypoxylon*	18/10—26/10	8	69	2	2,8	71	9
Od. debilitatus	26/10—31/10	5	52	3	5,5	55	11
Od. debilitatus	31/10— 4/11	4	—	5	100	5	1
3e copulatie	4/11						
Od. debilitatus	4/11—11/11	7	30	1	3,2	31	4
Od. debilitatus	11/11—18/11	7	14	1	6.7	15	2
4e copulatie	18/11						
grote *Trypoxylon*	18/11— 6/12	18	2	18	90	20	1
	28/8 — 6/12	100	433	48	10	481	4,81

TABEL 2

voedsel (food)	periode (period)	dagen (days)	♀	♂	% ♂	gelegde eieren (eggs deposited) totaal (total)	dagelijks gemidd. (daily average)
2 *Od. debilitatus*	28/8 — 5/9	8	82	3	3,5	85	11
2 *Od. debilitatus*	5/9 — 5/10	30	98	9	8,4	107	4
2e copulatie	5/10						
2 *Od. debilitatus*	5/10—21/10	16	172	7	3,9	179	11
Od. debilitatus	21/10—31/10	10	18	2	10	20	2
Od. debilitatus	31/10— 2/11	2	—	2	100	2	1
3e copulatie	2/11						
2 *Od. debilitatus*	2/11—18/11	16	22	3	12	25	2
4e copulatie	18/11						
grote *Trypoxylon*	18/11— 9/12	21	8	11	57,9	19	1
	28/8 — 9/12	103	400	37	8,5	437	4,24

TABEL 3

voedsel (food)	periode (period)	dagen (days)	♀	♂	% ♂	gelegde eieren (eggs deposited) totaal (total)	gelegde eieren (eggs deposited) dagelijks gemidd. (daily average)
kleine *Od. deb.* + *Trypoxylon*	1/10— 5/10	4	52	1	2	53	14
Od. debilitatus	5/10—11/10	6	92	3	3,2	95	16
Od. debilitatus	11/10—18/10	7	82	3	3,5	85	12
idem	18/10—25/10	7	100	3	3	103	15
Od. debilitatus + kleine *Tryp.*	25/10—31/10	6	75	4	5	79	13
Od. debilitatus	31/10— 5/11	5	51	1	1,9	52	10
2 *Od. debilitatus* + 2 kleine *Tryp.*	5/11—15/11	10	100	4	3,9	104	10
Od. debilitatus	15/11—19/11	4	36	2	5,3	38	9
kleine *Trypoxylon*	19/11—20/11	1	—	2	100	2	2
Od. debilitatus	20/11—10/12	20	—	9	100	9	2
idem	10/12—23/12	13	—	3	100	3	—
	1/10—23/12	83	588	35	5,6	623	7,5

Slechts een copulatie, ♀ en ♂ beide exemplaren

TABEL 4

voedsel (food)	periode (period)	dagen (days)	♀	♂	% ♂	gelegde eieren (eggs deposited) totaal (total)	gelegde eieren (eggs deposited) dagelijks gemidd. (daily average)
onbevrucht							
Od. debilitatus	10/10—26/10	16		1	}	1	—
1e copulatie	26/10				} 4,5		
Od. debilitatus	26/10— 2/11	7	85	3	}	88	13
Trypoxylon	2/11— 9/11	7	77	1	1,3	78	11
Od. spinipes + kleine *Tryp.*	9/11—21/11	12	117	2	1,7	119	10
Od. debilitatus + kleine *Tryp.*	21/11—26/11	5	65	2	3	67	13
2 *Od. debilitatus*	26/11— 3/12	7	96	3	3	99[1])	14
restant *Od. deb.*	3/12— 5/12	2	21	1	4,8	22	11
Od. debilitatus	5/12— 8/12	3	15	4	21	19	6
idem	8/12—13/12	5	—	6	100	6	1
idem	13/12—14/12	1	—	—		—	—
	14/12—29/12	15	—	13	100	13	1
2e copulatie	29/12						
Od. debilitatus	29/12— 1/1	3	17	10	37	27	9
	10/10—26/10 plus 26/10— 1/1	16 plus 67	493	46	8,5	539	8

[1]) dit percentage is geschat, daar alle larven gestorven waren.

TABEL 5

voedsel (food)	periode (period)	dagen (days)	♀	♂	% ♂	gelegde eieren totaal (eggs deposited) (total)	dagelijks gemidd. (daily average)
onbevrucht *Od. debilitatus*	27/9 —14/10	17		1	6,1	1	—
1e copulatie 2 *Od. debilitatus*	14/10—26/10	12	139	8		147	12
2 idem	26/10— 4/11	9	100	1	1	101	11
Od. debilitatus	4/11—11/11	7	80	3	3,6	83	12
idem	11/11—21/11	10	50	4	7,4	54	5
Trypoxylon	21/11—14/12	23	4	22	8,5	26	1
	27/9 —14/10 plus 14/10—14/12	17 plus 61	373	39	9,5	412	6,7

Het wijfje werd op 14 Dec. verwijderd, het abdomen was nog niet gekrompen, doch de productie was wel practisch afgelopen.

De cijfers betreffende legsels, die in de vrije natuur zijn gevonden, zullen vaak geen juist beeld geven van de verhouding, omdat in het begin van de legperiode, en dus op de eerste prooidieren, de meeste vrouwelijke eieren worden gelegd. Verder zullen er stellig ook in de natuur op één voedseldier meer eieren worden gelegd dan het aantal larven, dat hierop volwassen kan worden. Zij zullen dan gedeeltelijk ook elkander verslinden en wanneer toevallig mannelijke larven of poppen het slachtoffer worden, heeft dit uiteraard grote invloed op het percentage van de mannetjes. Om deze redenen zullen daarom vermoedelijk de percentages mannetjes in de vrije natuur gevonden dikwijls geringer zijn dan die, welke bij het kweken worden geconstateerd.

Resultaten van in de vrije natuur gevonden legsels
(Results of batches found under natural conditions)

a. een *Od. debilitatus* nest met 4 geïnfecteerde larven op 25 Aug. 1953 te Ulvenhout gevonden, leverde 296 ♀ en 18 ♂ = ca. 5,7 % ♂
b. een geïnfecteerde *Od. debilitatus* larve, op 25 Augustus 1953 te Ulvenhout gevonden, leverde 74 ♀ en 2 ♂ = ca. 2,6% ♂

Resultaten van legsels van 1 ♀ *Melittobia* op 1 voedseldier
(Results of batches laid by one ♀ *Melittobia* on 1 specimen of the prey)

c. het legsel op een rustende larve van *Od. reniformis* leverde 112 ♀ en 4 ♂ = ca. 3,5% ♂
d. het legsel op een rustende larve van *Od. spinipes* leverde 132 ♀ en 5 ♂ = ca. 3,6% ♂
e. het legsel op een rustende larve van *Od. debilitatus* leverde 59 ♀ en 4 ♂ = ca. 6,4% ♂
f. het legsel op een rustende larve van *Od. spinipes* leverde 145 ♀ en 5 ♂ = ca 3,3% ♂.

Resultaat van het legsel van vier ♀ *Melittobia* samen op een larve van *Od. debilitatus*

(Result of the simultaneous batches of four ♀ *Melittobia* on one larva of *Od. debilitatus*)

g. 46 ♀ en 3 ♂ = ca 8,1% ♂.

Indien de moederdieren b, c en d er onder natuurlijke omstandigheden dus niet in slagen, om een tweede prooi te bereiken, blijft het percentage van het aantal voortgebrachte mannetjes slechts klein (2,6%, 3,5% en 3,6%). Als een nest veel larven van de gastheer bevat, worden de kansen op een groter aantal mannetjes ook beter (zie nest a).

BALFOUR BROWNE (1922) merkte reeds op, dat het percentage mannetjes tegen het einde van de legperiode groter wordt, hetgeen een gevolg zal zijn van het opraken van de voorraad sperma, zodat de dan gelegde onbevruchte eieren slechts mannetjes leveren. Dit wordt in de tabellen 1—5 duidelijk gedemonstreerd. Uit deze tabellen blijkt ook, dat telkens na elke copulatie het aantal mannetjes het kleinst is, om dan geleidelijk te stijgen, totdat weer een nieuwe copulatie heeft plaatsgevonden. Aan het eind van de eerste legperiode worden dikwijls uitsluitend mannetjes voortgebracht. Na volgende copulaties verschijnen er dan weer een aantal vrouwelijke nakomelingen, doch het aantal hiervan is elke volgende periode weer kleiner. De opvatting van BALFOUR BROWNE, dat het moederdier door haar eerstuitgekomen zoon opnieuw wordt bevrucht, dient m.i. met enige reserve te worden aanvaard. Wanneer bijvoorbeeld in een *debilitatus*-nest het eerste prooidier geheel met eieren en larven is bezet en het wijfje tot de volgende cel is doorgedrongen om daar verder te gaan met het leggen van eieren, zal het mannetje, dat in de eerste cel, resp. cocon, is uitgekomen, haar niet bereiken, omdat het de plaats van geboorte niet verlaat. Zou het wijfje toch lange tijd blijven wachten in de eerste cel op het uitkomen van het eerste mannelijke dier, dan heeft een bevruchting in een nest met kleine prooidieren, zoals *Od. debilitatus*, toch weinig zin, omdat zij op één *debilitatus* larve nog maar betrekkelijk weinig eieren heeft kunnen leggen en dus nog een grote sperma-voorraad heeft. Meermalen heb ik opgemerkt, dat een wijfje ophoudt met het leggen van eieren, wanneer zij op de prooi daar niet voldoende ruimte meer voor vindt. Zodra nieuw voedsel wordt aangeboden, gaat zij door met leggen.

Parthenogenesis

Het is bekend, dat onbevruchte wijfjes van *Melittobia* uitsluitend mannetjes voortbrengen. Ik heb enkele onbevruchte wijfjes enige tijd laten leggen en inderdaad ook enkel mannetjes, in zeer gering aantal, verkregen. Het leggen gaat in een onregelmatig tempo en schijnt veel moeite te kosten, zodat ik meermalen een ei op de glaswand aantrof. Bij bevruchte wijfjes gebeurt dit bijna alleen tegen het einde van de legperiode.

BALFOUR BROWNE heeft zijn proeven verder doorgevoerd en enkele onbevruchte wijfjes gelegenheid gegeven om tot haar dood te blijven leggen, waarbij hij de volgende zeer grote aantallen mannetjes verkreeg: 211, 204, 225, 223, 209, 195, 202 en 202, dus gemiddeld bijna 24% van het gemiddeld totaal van 878 ♀ en ♂ (volgens tellingen van BALFOUR BROWNE) en meer dan tweemaal het normale

aantal mannetjes dat de bevruchte wijfjes zouden hebben voortgebracht. PICARD (1923) zegt, dat wanneer een onbevrucht wijfje een aantal mannelijke eieren heeft gelegd en zij daarna bevrucht wordt, zij dan opnieuw het normale aantal mannetjes produceert, hetgeen volgens PICARD 5% bedraagt. Het zou naar mijn mening aanbeveling verdienen, dergelijke proeven te herhalen en dan het wijfje eerst te doen bevruchten, wanneer zij een groot aantal mannelijke eieren heeft gelegd, hetgeen bij de wijfjes van PICARD stellig niet het geval is geweest.

Productiviteit

BALFOUR BROWNE stelde vast, dat de vijf door hem gebruikte bevruchte wijfjes de volgende hoeveelheden eieren legden: 961, 529, 1217, 1086 en 598, hetgeen belangrijk meer was, dan vroegere onderzoekers hadden gevonden. PICARD geeft geen nadere bijzonderheden en HARDOUIN (1943) spreekt slechts van enkele honderden.

De weinige wijfjes, waarvan ik met zekerheid het gehele legsel heb kunnen registreren, leverden resp. 481, 538, 412, 437 en 623 stuks. Hierbij zij aangetekend, dat er niettegenstaande zorgvuldige verzorging toch altijd wel enige eieren verdrogen of verloren gaan, soms ook larven. Vooral tegen het einde van een legperiode blijft het ei vaak aan de legbuis hangen en komt daardoor op de glaswand van het buisje terecht. De jonge larve kan dan dikwijls het voedsel niet meer bereiken.

Het is bij de kweekproeven stellig van veel belang tijdig nieuw voedsel ter beschikking van het wijfje te stellen. De ideale methode zou natuurlijk zijn, om iedere dag vers voedsel te geven en het oude voedsel met de eieren weg te nemen om zo ook de dagelijkse productie nauwkeurig vast te stellen. Door gebrek aan voldoende larven van geschikte Hymenoptera was mij dit helaas niet mogelijk. Het zou wenselijk zijn, om de proeven op een grotere schaal te herhalen in een laboratorium, waar steeds voldoende larven, praepupae of poppen van wespen, mieren of vliegen aanwezig zijn. Niet elke soort wesp is voor deze proeven geschikt. De larven van *Psenulus* bijvoorbeeld zijn veel te beweeglijk en draaien bij verstoring heftig in het rond, zodat een groot aantal eieren op de glaswand terecht komt en verongelukt.

Waarom BALFOUR BROWNE zoveel meer eieren van een wijfje verkreeg dan ik, is mij nog niet duidelijk. Verschillende factoren kunnen hierbij een rol hebben gespeeld. In de eerste plaats kan de iets hogere temperatuur, 70° F., waarbij BALFOUR BROWNE kweekte, van betekenis zijn geweest, terwijl die bij mij in de huiskamer meestal tussen 65 en 70° F. schommelde, in de koudste perioden echter tussen 58 en 65°. Van geen belang kan zijn geweest, dat BALFOUR BROWNE de legactiviteit prikkelde door met regelmatige tussenpozen de eieren en jonge larven te verwijderen, omdat mijn *Melittobia* wijfjes met ongeveer dezelfde tussenpozen vers voedsel kregen. Hier staat tegenover, dat BALFOUR BROWNE wel meer de invloed van sterfte tijdens het kweken heeft geëlimineerd, omdat hij zich meestal beperkte tot het tellen van de eieren en pas uitgekomen larven. Een andere mogelijkheid zou kunnen zijn, dat de door BALFOUR BROWNE gebruikte wijfjes van flinke afmetingen waren. Het vermoeden bestaat namelijk, dat de totale productie evenredig is aan de grootte van het moederdier, vooral in extreme ge-

vallen. Het wijfje van tabel 3 bijvoorbeeld was veel groter dan de andere wijfjes en legde de meeste eieren (623).

Kleine dieren daarentegen leggen zeer weinig eieren, zoals een klein wijfje met een totaal van 64 eieren, terwijl sommige zeer kleine wijfjes verscheidene dagen na de bevruchting nog steeds geen ei hadden gelegd.

De dagelijkse productie loopt nogal uiteen. Direct na de eerste copulatie is die nog niet groot. Het wijfje heeft eerst een zekere aanlooptijd nodig. Het abdomen is dan ook pas na enkele dagen flink gezwollen. Een wijfje, dat eerst gedurende vier weken slechts onbevruchte eieren had gelegd en toen bevrucht werd, legde daarentegen in de eerstvolgende 24 uur totaal minstens 24 eieren.

De normale dagelijkse hoeveelheid is veel geringer. Bij een groot wijfje, dat ook de meeste eieren legde, vond ik als topproductie op sommige dagen 16 of 17 eieren. De andere wijfjes bereikten als maximum slechts 14 eieren per dag. De gemiddelden over de actieve legperiode zijn in onderstaande tabel vergeleken met de gemiddelden over de gehele legperiode, dus inclusief de eindperioden, waarin slechts enkele eieren, waaruit mannetjes voortkomen, worden gelegd.

TABEL 6

	Dagelijks gemiddelde gedurende actieve legperiode (Daily average during active laying period)	Dagelijks gemiddelde gedurende totale legperiode (Daily average during total laying period)	Totaal (total)
Melittoba ♀ No. 1	6,4	4,81	481
,, ,, ,, 2	6,1	4,24	437
,, ,, ,, 3	12,4	7,5	623
,, ,, ,, 4	11,4	8	536
,, ,, ,, 5	10	6,7	412

Telkens wanneer een nieuwe *Odynerus*-larf wordt gegeven, is de productie duidelijk hoger. Een wijfje legde bijvoorbeeld de eerste dag 12 eieren, de tweede dag eveneens 12. In de daaropvolgende periode van 8 dagen bedroeg de productie totaal 80 eieren.

Bij de wijfjes No. 1 en No. 2 kwam ik te laat tot de ontdekking, dat het wijfje ophoudt met het leggen van eieren, wanneer er op het voedsel niet veel ruimte meer is. In één van deze gevallen heb ik het moederdier in het begin van de legperiode zelfs 30 dagen op 1 voedseldier gelaten. Het dagelijks gemiddelde is daardoor bij deze dieren zeer laag, doch de invloed op het totaal is vermoedelijk niet zeer groot geweest. Toch is er wel kans, dat er bij gebrek aan voldoende voedsel dieren verloren gaan, omdat de larven zich niet ontzien, om hun eigen soortgenoten op te eten, zoals ik enkele malen heb waargenomen. Uiteraard hebben bovenvermelde cultures onder zo gunstig mogelijke omstandigheden plaatsgevonden bij een vrij gelijkmatige kamertemperatuur. Zoals later zal blijken, heeft een hogere temperatuur grote invloed op het legtempo.

Levensduur van de volwassen dieren

De levensduur van de leggende wijfjes bedroeg :

van 28 Augustus t/m 8 December = 102 dagen

van 28 Augustus t/m 9 December = 103 dagen
van 17 September t/m 14 December = 88 dagen
van 28 September t/m 23 December = 86 dagen
van 4 October t/m 7 Januari = 95 dagen

Bij de kleine wijfjes was die veel korter, namelijk 51 dagen.

BALFOUR BROWNE vond een gemiddelde levensduur van de wijfjes van ca. 90 dagen (84 tot 112 dagen). Bij 8 onbevruchte wijfjes bleek de gemiddelde levensduur meer dan tweemaal zo lang te zijn, en wel 209 dagen (van 195 tot 225 dagen). De gemiddelde levensduur van 18 onbevruchte wijfjes bedroeg 174,8 dagen (BALFOUR BROWNE 1922). Ook bij andere insecten leven de onbevruchte wijfjes langer dan de bevruchte. De mannetjes leven korter. SMITH (1853) zei reeds, dat de levensduur gewoonlijk zeven weken bedroeg. BALFOUR BROWNE heeft daaromtrent geen nauwkeurige gegevens verzameld. Van enkele mannetjes heb ik kunnen vaststellen, dat zij minstens 39—47 dagen oud geworden zijn.

Eieren

Als een wijfje een ei gaat leggen, loopt zij tastend met de antennen over het voedseldier, totdat zij tenslotte een geschikte plaats heeft gevonden. Zij gaat dan hoog op de poten staan en kromt de punt van het abdomen naar voren. De uitgestoken legboor blijft loodrecht staan en de achterlijfspunt buigt weer iets terug. Soms blijft de legboor enkele minuten lang in deze positie. Plotseling komt dan, op ongeveer een derde van de lengte van de legboor, het ei te voorschijn. Het zet dadelijk uit tot de normale dikte. De onderste punt raakt spoedig het voedsel, de andere pool glijdt langs de legboor langzaam naar beneden. Vaak legt het wijfje direct daarna, vlak tegen het eerste, een tweede ei. BALFOUR BROWNE nam waar, dat in 5 tot 6 minuten 7 à 8 eieren werden gelegd. De beschrijving die PICARD (1922) geeft van het leggen van een ei is echter beter dan die door BALFOUR BROWNE.

De eieren zijn iets gekromd en aan de ene pool duidelijk dikker dan aan de andere, enigszins torpedovormig. Zij zijn ongeveer $^1/_3$ mm lang, doorschijnend wit van kleur, aan de uiteinden helderder. Soms, wanneer het ei niet vlug genoeg op de normale manier wordt gelegd en aan de legboor blijft hangen, zodat het bij het weglopen van het wijfje aan de glaswand blijft kleven, is de dunste pool veel meer toegespitst.

Ontwikkeling

Bij een normale kamertemperatuur komt het ei na 3—4 dagen uit. De larvetoestand duurt onder gunstige omstandigheden 9—11 dagen, doch wordt sterk beinvloed door de temperatuur. De laatste dagen voor de verpopping brengt de larve in rust door. Twee dagen voor de verpopping vindt de defaecatie plaats. Dit tijdsverloop van twee dagen tussen de defaecatie en de verpopping is bij normale temperatuur zeer constant. Uit de publicaties van BALFOUR BROWNE en PICARD blijkt niet, dat zij dit ook hebben waargenomen. Na de defaecatie is de larve begrijpelijkerwijze veel witter van kleur. In de natuur vindt, als gevolg van de lage temperatuur in de herfst, geen defaecatie en verpopping plaats en blijven de larven in dit stadium overwinteren. Bij een temperatuur van omstreeks 65° F.

gaat ook 's winters de ontwikkeling door, al is de duur van larve- en popstadium dan langer dan bij hogere (zomer-) temperaturen. De duur van het popstadium bedraagt voor de mannetjes minstens 7 dagen en voor de wijfjes minstens 13 dagen.

TABEL 7. Minimum duur van de ontwikkelingsstadia bij een temperatuur van 65—70° F.
(Minimum length of stages of development at a temperature of 65-70° F.)

	ei	larve		pop		totaal	
		tot defaecatie	na def.	♂	♀	♂	♀
a.	3 dg	7 dg	2 dg	7 dg	16 dg	19 dg	28 dg
b.	3 dg	9 dg	2 dg	8 dg	13 dg	22 dg	27 dg
c.	3 dg	11 dg	2 dg	11 dg	14 dg	27 dg	30 dg
d.	4 dg	9 dg	2 dg	10 dg	—	25 dg	—

TABEL 8. Minimum duur van de ontwikkelingsstadia bij een temperatuur van ca 63° F.
(Minimum length of stages of development at a temperature of ca. 63° F.)

ei	larve		pop		totaal	
	tot defaecatie	na def.	♂	♀	♂	♀
4 dg	19 dg	3 dg	21 dg	33 dg	47 dg	61 dg

Bij de laatste wijfjes uit dit legsel (van 5 dagen) duurde de ontwikkeling minstens 73 dagen.

Het uitkleuringsproces van de vrouwelijke poppen verloopt zeer interessant. Bij een temperatuur van 65—70° begint bij een popstadium van ongeveer 26 dagen ongeveer een week na de verpopping een duidelijke kleuring van de samengestelde ogen en de ocelli op te treden. Geleidelijk wordt de kleur donkerder en gaat via helderrood in zeer donker rood over. Bij volwassen wijfjes is de kleur tenslotte vrijwel zwart, doch wanneer de kop wordt platgedrukt, treedt een donkerrode kleurstof naar buiten. Dit proces duurt ongeveer een week. Het donker kleuren van de rest van het lichaam vindt in een kort tijdsbestek plaats. Eerst vormen zich — ongeveer vijf dagen voor het uitkomen — donkere banden op het abdomen en krijgt ook het metanotum grauwe partijen. Het abdomen wordt dan geheel donker, evenals de rest van de thorax. Deze gehele kleuring (tot donkergrauw) voltrekt zich in ongeveer een dag tijd. Twee dagen later is de kop donker en nog twee dagen later komt het wijfje uit.

Bij 75° F. geschiedde alles veel sneller en verliepen tussen het eerste donker kleuren van het abdomen van de wijfjes en het uitkomen slechts 2 dagen. De mannelijke poppen zijn spoedig te herkennen aan de gereduceerde ogen.

Invloed van hoge temperatuur op de duur van de ontwikkeling

Bij een vrij constante temperatuur van ca. 84° F., die soms een minimum van 80° of een maximum van 90° bereikte, bleek de ontwikkeling in een verrassend snel tempo plaats te vinden, zoals in onderstaand schema is weergegeven.

TABEL 9. Duur van de ontwikkelingsstadia bij een temperatuur van 80—90° F.
(Length of stages of development at a temperature of 80-90° F.)

ei	larve		pop		totaal	
	tot defaecatie	na def.	♂	♀	♂	♀
1 dg	4 dg	1 dg	3 dg	4 dg	9 dg	10 dg

De maximum ontwikkelingsduur was bij deze temperatuur voor de mannetjes 12 dagen, voor de wijfjes 13 dagen totaal. Ook het tempo eierleggen was aanmerkelijk vlugger, namelijk:

in 3 dagen 101 eieren = gemiddeld 33,6 eieren per dag
in 3 dagen 119 eieren = gemiddeld 39,6 eieren per dag

waarbij in aanmerking dient te worden genomen, dat de eerste dag slechts 10—12 eieren werden gelegd en stellig de grootste helft van het totaal op de derde dag.

Hoewel de kweekproeven bij hoge temperatuur niet lang werden voortgezet, wijzen de verkregen resultaten er toch wel op, dat de verhouding tussen het aantal mannetjes en wijfjes door de hoge temperatuur niet werd beïnvloed. Of de totale legcapaciteit enig gevolg van de temperatuur ondervindt, heb ik niet kunnen vaststellen. De uitgekomen dieren zagen er volkomen normaal uit en hadden bijvoorbeeld ook donkere ogen (vgl. abnormale wijfje). Wel meen ik te hebben bemerkt, dat de eieren gemakkelijker verdrogen, terwijl de volwassen insecten, die bij deze temperatuur zeer actief zijn, spoedig sterven.

Abnormale wijfjes

Een op 25 October bevrucht wijfje, dat een lichte sprietschaft had — de wijfjes hebben gewoonlijk geheel donkere sprieten — leverde uit het legsel van de eerste dag vier wijfjes, die zeer sterk afweken van het gewone type. Deze vier wijfjes, waarvan zowel de sprietschaft als het eerste lid van de vlag geelbruin gekleurd waren, kwamen uit de pop met een zeer sterk gezwollen abdomen. De vleugels, die bij onbevruchte wijfjes zeker tot de achterlijfspunt reiken, eindigden nu, doordat het abdomen zozeer gezwollen was, een heel eind daarvoor en moesten, door het verschil in hoogte van thorax en abdomen, over de basis van het abdomen een knik naar boven maken. Zij waren trouwens meest niet volledig ontwikkeld, bij één exemplaar zeer kort en nog in elkaar geschrompeld, bij andere min of meer volledig gestrekt, maar toch niet zo helder als bij normale dieren. De naden van kop en thorax waren duidelijker zichtbaar dan gewoonlijk, de ogen nog donkerrood gekleurd. Behalve deze vier wijfjes bevatte het legsel van de eerste dag ook een mannetje, waaraan ik echter niets bijzonders kon ontdekken.

Het moederdier bracht in de daaropvolgende 10 dagen verder alleen normale wijfjes voort, 102 totaal, en 3 mannetjes.

Daarop volgde een periode van 18 dagen, in het begin waarvan nog enkele eieren werden gelegd, die totaal 4 ♂ opleverden. Na een nieuwe copulatie begon zij direct weer een aantal eieren te leggen; deze kweek werd echter niet verder voortgezet. De totaalproductie na de eerste copulatie bedroeg dus 106 ♀ en 8 ♂, hetgeen niet veel is. Ook de vier abnormale dochters bleken zeer onproductief te zijn. Eén hiervan leefde slechts 10 dagen en legde in die periode een aantal eieren, waarvan een gedeelte, misschien enkele tientallen, verongelukte. De overblijvende eieren leverden 32 ♀ en 3 ♂. Een viertal van deze wijfjes (op zijn vroegst uit het legsel van de derde dag) kwam sterk met het moederdier overeen.

Een tweede wijfje van de afwijkende eerste generatie leverde in 5 dagen 22 ♀ en 6 ♂, voor zover ik kon zien, zonder afwijkingen en met een normale ontwikkelingsduur. Het abdomen was al spoedig sterk geslonken.

Een derde wijfje van de afwijkende eerste generatie legde na de bevruchting geen eieren.

Een van de hierboven genoemde vier wijfjes van de tweede afwijkende generatie produceerde slechts 59 ♀ en 3 ♂, dus eveneens een gering aantal. Afwijkingen heb ik hierbij niet geconstateerd.

De duur van de ontwikkeling van alle abnormale wijfjes was, vergeleken met de andere, uitzonderlijk kort. Bij de eerste vier abnormale dieren duurde deze 27, 28, 28 en 32 dagen. De zusterdieren hadden daarvoor minstens 43 dagen nodig. De vier afwijkende wijfjes van de tweede generatie volbrachten de ontwikkeling in 25—29 dagen, haar normale zusters daarentegen in 37—47 dagen, alles bij een zelfde temperatuur van circa 65° F.

SCHMIEDER (1933) maakt ook melding van een z.g. „tweede vorm", die hij uit de Amerikaanse *Megachile chalybii* Ashmead kweekte. In nog sterkere mate dan bij *acasta* waren de vleugels van de wijfjes klein en verschrompeld gebleven. Het achterlijf was eveneens opgezwollen en de duur van de ontwikkeling veel korter dan bij de normale wijfjes. Hij constateerde, dat de eerste 20 eieren van elk wijfje, wanneer dit een verse larve ter beschikking kreeg, deze tweede vorm van *chalybii* leverden, ♀ zowel als ♂; de laatste hadden nog kortere vleugels dan de gewone mannetjes en min of meer gereduceerde ocelli op de bovenkop. SCHMIEDER is van mening, dat het voedsel, dat de eerste 20 larven uit de prooi zuigen, bepaalde stoffen zou bevatten, die de afwijkende vorm veroorzaken. Hij bewijst dit, door een leggend wijfje na de eerste 20 eieren opnieuw vers voedsel te geven, waarna weer een aantal exemplaren van de tweede vorm werd geproduceerd. Of de afwijkende wijfjes van *acasta* ook een gevolg zijn geweest van de samenstelling van het voedsel is m.i. twijfelachtig. Alle dieren hebben hetzelfde voedsel gehad (larven en praepupae van *Odynerus* en *Trypoxylon*), dat telkens werd ververst. De kans, dat er ook wel eens een larve van *Chrysis brevidens* Tourn., een goudwesp, die ook uit de *debilitatus*-nesten werd gekweekt, is aangeboden, wil ik echter niet geheel uitsluiten.

Wat *chalybii* betreft wijst SCHMIEDER er op, dat deze soort slechts 4 tot 5 eieren per dag legt, zodat er niet voldoende larven zouden zijn, om het voedsel tijdig geheel op te eten. De wijfjes van de tweede vorm komen echter reeds na 14 dagen uit en beginnen dan ook direct eieren te leggen, welke de normale vorm leveren. Het resultaat van moeder en dochters samen zijn dan 500—800 ♂ en ♀ van de normale vorm, voldoende om het voedsel geheel op te eten.

SUMMARY

In these notes some data are given on the sex ratio of *Melittobia acasta* Walker (vide tables 1—5). The percentage of males was found to be higher, with totals varying from 8½ to 10%, than stated by BALFOUR BROWNE and PICARD, who record 5%. Table 5 shows the offspring of a couple of extraordinarily large size. This female produced more eggs than the previous four, but only 5,6% of the eggs gave males.

After each copulation the percentage of hatching males was low, but it increased towards the end of each period of deposition of eggs. At last only males hatched. Since it has been proved that males are produced parthenogenetically, apparently the stock of sperm in the spermatheca was exhausted then. The peculiar antennae of the males (see figure 2) play a rôle during the copulation: the tips of the female antennae are seized in the excavations at the end of the basal segments.

The total production of eggs was not as high as found by Balfour Browne, and amounted to 481, 538, 412, 437 and 623 eggs. The deposition of eggs was somewhat stimulated each time when fresh food was offered. One small female had a very reduced offspring of about 64 only.

Longevity. Normal, fertilized, egg-laying females lived from 86 to 103 days, a very small one died after 51 days. All specimens were bred at a temperature of 65—70° F; the total development of the males took about 19 days, that of the females, about 27 days. At lower temperatures of about 62° F. these periods were 47 and 61 days, respectevely. The eggs hatched after three or four days. With a very few exceptions the life period from defecation until pupation lasted two days. The compound eyes, during their development in the pupal stage, coloured from orange to a nice red and then darkened until finally they were nearly black. The main darkening of the thorax and the abdomen took one day only.

At a tolerably constant high temperature of 80—90° F. the wasps hatched 9 days (in the case of a male) or 10 days (female), after the egg had been laid. The daily rate of the number of deposited eggs at this temperature amounted to 40 against 14 under normal conditions.

Schmieder (1933) recorded rearing a "second form" of both sexes of the American *Melittobia chalybii* Ashmead from the first twenty eggs, laid on each fresh prey, and he attributed this to special qualities of the juices sucked by the first larvae. In my experiments one female of *acasta* which differed from her sisters by the light-coloured basal segments of the antennae, first produced four females with a swollen abdomen full of eggs and short wings which were sometimes crumpled, exactly like the second form of *chalybii*. From the rest of her eggs females of the normal type were reared. One of these abnormal females laid four eggs on the third day, from which also females resulted which very much resembled their mother.

In the case of my *acasta* there could hardly be any connection between the occurrence of abnormal females and the kind of food, as all alike had the same food, viz., fresh larvae of *Odynerus* and *Trypoxylon* that were regularly replaced. There is also a slight possibility that a larva of *Chrysis brevidens* Tourn., was provided as food, which parasite was also reared from the nests of *debilitatus*.

The mother, as well as her four abnormal daughters deposited a very small number of eggs. The productivity of the four abnormal females of the second generation was not ascertained.

It is very remarkable that this second form had a much shorter period of development than the normal form. The first four females required respectively 27, 28, 28 and 32 days, as compared with 43 days at least, for their sisters. The four females of the second abnormal generation hatched after 25—29 days, but their normal sisters hatched after 37—47 days. In all these cases the temperature was about 65° F.

Figure 1 shows the peculiar flat and disk-shaped head and pointed prothorax of the female, which enable it to bend its head in the axis of the thorax so that it is able to enter narrow crevices to reach its prey.

Literatuur

Balfour Browne, F., 1922, "On the lifehistory of *Melittobia acasta* Walker, a chalcid parasite of bees and wasps". Parasitology, vol. 14, p. 349.

Crèvecoeur, Ad., 1948, "Note sur la biologie d'*Odynerus* (*Symmorphus*) *debilitatus* Sauss.". Bull. et Ann. Soc. Ent. Belg., vol. 84, p. 18—25.

Gater, B. A. R., 1926, "A preliminary note on Chalcid No. 1594, a parasite of *Ptychomyia remota* Ald.". Mal. agric. Journal, vol. 14, p. 340—348.

Hardouin, R., 1943, "Le peuplement du Rosier". Paris, p. 200—204.

Howard, L. O., 1892, "The habits of *Melittobia*". Proc. Ent. Soc., vol. 2, p. 244—248.

Picard, F., 1922, "Note sur la biologie de *Melittobia acasta*". Bull. Soc. Ent. France, p. 301—304.

Picard, F., 1922, "Note préliminaire sur l'atrophie de l'oeil chez le mâle d'un Hyménoptère Chalcidien (*Melittobia acasta* Walk.)". Bull. Soc. Zool. Fr., vol. 47, p. 404—414.

Picard, F., 1923, "Recherches biologiques et anatomiques sur *Melittobia acasta* Walk.". Bull. biol. de Fr. et Belg., vol. 57, p. 469.

Schmieder, R. G., 1933, The polymorphic forms of *Melittobia chalybii* Ashmead etc.". Biol. Bull., vol. 65, p. 338—354.

Schmieder, R. G., 1938, "The sex ratio in *Melittobia chalybii* Ashmead etc.", Biol. Bull., vol. 74, p. 256—266.

Schmieder, R. G., 1939, "The significance of the two types of larvae in *Sphecophaga burra* (Cresson) etc.". Ent. News, vol. 50, p. 125—131.